

# 生态系统关键种理论的研究进展

孙 刚 盛连喜

( 东北师范大学国家草地生态工程实验室 长春 130024 )

**摘要** :1969 年 ,由 Paine 提出的“ 关键种 ”概念 ,迅速成为国际生态学的研究热点。关键种理论从系统调控的水平 ,揭示了生态系统稳定性和物种多样性的一种维持机制 ,并对保护生物学具有指导意义。但是关键种的确定标准、普适性及研究方法等方面仍存在局限性。关键种理论还需要通过大量观察和实验加以补充、论证与完善。

**关键词** :关键种 ;方法 ;意义 ;进展 ;局限

**中图分类号** :Q958 **文献标识码** :A **文章编号** :0250-3263(2000)04-53-05

## Developments of the Studies on the Theory of Keystone Species in Ecosystems

SUN Gang SHENG Lian-Xi

( National Laboratory of Grassland Ecological Engineering Northeast Normal University Changchun 130024 ,China )

**Abstract** :The concept of “ keystone species ” ,put forward by Robert T Paine in 1969 ,has rapidly become a popular field of international researches on ecology. On the level of systematical control ,keystone species theory reveals a sort of mechanism of sustaining stability and species diversity in ecosystems ,and has guiding significance for conservation biology. However there are still some limits in the identification criteria ,generality ,and methodology of keystone species. Much more observation and experiments are required to enrich ,testify and improve the keystone species theory.

**Key words** :Keystone species ;Methodology ;Significance ;Development ;Limit

随着生物多样性保护成为全人类的共识 ,生态系统稳定性和物种多样性维持机制的研究愈加引人注目。由 Paine<sup>[1]</sup>1969 年首先提出的“ 关键种( keystone species )”概念 ,引起了生态学界的广泛关注 ,并成为国际生态学研究热点之一。Hixon 等人<sup>[2]</sup>把关键种的确定视为群落生态学研究的主要目的之一 ;Soule 等人<sup>[3]</sup>认为 ,进行关键种的种群生存力分析( PVA )是确定其所在生态系统生存力的最适用途径 ;Mills 等人<sup>[4]</sup>则认为 ,关键种理论应作为群落生态学的中心组织原理。然而 ,围绕着关键种的普适性、可操作性、确定标准等

问题 ,一些生态学者<sup>[5-7]</sup>提出了异议。本文较为系统地介绍了关键种理论的提出和研究进展 ,阐述了作者对该理论的意义和局限性的理解。

---

\* 国家自然科学基金资助项目( No. 39300023 ) ;

第一作者介绍 :孙刚 ,男 ,31 岁 ,副教授 ,博士后 ,研究方向 :恢复生态学、生态工程学 ;

收稿日期 :1998-06-01 ,修回日期 :2000-04-19

## 1 关键种理论的提出及研究动态

“关键种”概念源于捕食者对群落中物种多样性的控制作用思想,这种思想是美国华盛顿大学的 Paine 1966 年在“食物网复杂性( food web complexity and species diversity )”一文<sup>[8]</sup>中首次明确提出的。

1962~1964 年, Paine 在华盛顿州 Mukkaw 海湾和加利福尼亚沿岸的岩石潮间带,进行了海洋生物群落的捕食关系及物种多样性研究。他发现,当人为地把担当捕食者的海星( *Pisaster ochraceus* )从群落中去除后,原为被捕食者的贻贝( *Balanus glandula* )随即成功地占据了大部分领域,其空间占有率由 60% 增加到 80%。但 9 个月 after, 贻贝又被个体小、生长快的牡蛎( *Mytilus californianus* )和藤壶( *Mitella polymerus* )所排挤。底栖藻类、附生植物、软体动物由于缺乏适宜空间或食物而消失。有的食物链(如海绵→裸鳃亚目动物)被更换,群落由 15 个物种的系统降至 8 个物种,营养关系变得简单化。Paine 的实验表明,群落中单一物种(如这里的贻贝)对必要生存条件(如空间)的垄断往往受到捕食者(如海星)的阻止,这种阻止效率以及捕食者的数量影响着系统中的物种多样性。若捕食者缺失或实验性地移走,系统的多样性将降低。从这个意义上来说,位于食物链上端的捕食者的存在,有利于保持群落的稳定性和高的物种多样性。

在由上而下作用思想的启发下, Paine<sup>[1]</sup>1969 年首次将“关键种”术语应用于海洋群落,并把“关键种”概念定义为这样一类捕食者:它们能够“将被捕食者的种群密度保持在资源限制水平以下,阻止被捕食物种因竞争而消失”。与“生产者→初级消费者→次级消费者”由下(营养级)至上(营养级)(bottom-up)的传统思想相反,这里强调的是由上而下(top-down)的控制机制。

关键种术语和思想,一经引入便引起生态学界的极大兴趣,很多学者进行了尝试性研究。作为经典性文献, Paine 首次介绍海洋潮间带关键种现象的文章<sup>[8]</sup>在 1970~1989 年间被引用达 850 次以上。在近年来的生物多样性和保护生物学文献中,关键种术语的出现频度日益增加。

从研究地点来看,目前以水域,尤其是海洋的工作为多。室外实验证明了关键捕食者的存在,如海星、海獭、海岸鸟类、鱼类、大型甲壳动物和软体动物等<sup>[1,2,8-11]</sup>。

相对于水域,关键捕食者在陆地生态系统中的研

究要少得多。在热带森林,喜食大型种子的脊椎动物(刺鼠、天竺鼠等)受到食肉动物(美洲狮、美洲虎)抑制,从而使大型种子的树木受益。一旦把食肉动物去除,森林组成将转向小型种子的树种,并间接影响到群落中的其它成员<sup>[12]</sup>。食肉动物在这里起到了关键捕食者的作用。

关键种概念还被用于植食动物。在北美 Chihuahua 荒漠灌丛中,啮齿类因采食大型种子而增加了小型种子的植物的相对多度,对植物群落组成产生直接影响,并对蚂蚁和鸟的密度产生了间接影响。三种更格芦( Kangaroo )鼠人为去除 12 a 之后,造成了荒漠向草地的转换。在这里,去除后引起生态系统结构和动态巨大变化的生物并非是一个种,而是三种分类上相近、生态要求相似的更格芦鼠组成的关键种组( key-stone guild )<sup>[13]</sup>。

由于关键种概念缺乏比较严格的定义,在以后的研究中又被用于起到其它关键性作用的动物。例如,在 Cape Fynbos,两种蚂蚁( *Anoplolepis custodiens* 和 *Pheidole capensis* )扮演了几百种植物的“关键散粉者”<sup>[14]</sup>,而一种大型蛇眼蝶( *Meneris tulbaghia* )则是该地鸢尾科孤挺花属和兰科植物的“关键传粉者”<sup>[15]</sup>。病原体<sup>[16]</sup>、寄生物<sup>[17]</sup>,以及重要的地表塑造者(如地鼠、河马)<sup>[18]</sup>,也被一些人认为是局部的关键种。

关键种研究已经从早期的现象描述和简单的控制模拟实验<sup>[1,2,8]</sup>发展到定量化和综合分析<sup>[19,20]</sup>阶段。如 Tanner 与 Hughes<sup>[20]</sup>使用转移矩阵灵敏度分析方法,将珊瑚礁群落中每个物种对群落动态变化的影响进行量化,确定各物种的相对作用力大小,从而找出该群落中的关键种。

总体来说,国际上对关键种的研究仍属起步阶段,国内的工作则更加薄弱,还未见到这方面的具体工作。但我国一些学者已经注意到关键种理论的价值和意义<sup>[21,22]</sup>。关键种理论的发展还需要探索新的方法在多种生态系统中进行观察和验证。

## 2 关键种研究方法

关键种的确定存在很大难度。较为理想的方法是人为去除法,即从群落或生态系统中将主观认定的关键种(一个或几个物种)控制性地全部去除,然后观察群落或生态系统由此引起的变化。在北美海岸海星与贻贝关系的实验<sup>[1,8]</sup>、北美荒漠更格芦鼠实验<sup>[13]</sup>中,都采取了这种方法。但这在很多时候是难以实现的,特别在复杂群落(如森林)中更是如此,甚至是不可能的。由于可操作性的限制,这种去除法并不能被所有的关

键种研究采用。

推断法也被用于关键种研究。Bond 等人<sup>[23]</sup>提出了一种普适性思想来判定关键种。该思想的核心是设法探明长命物种在群落中没有占优势的原因,造成这种原因的物种可能就是关键种。Yeaton<sup>[24]</sup>运用类似思想推断出,豪猪是南非稀树草原的关键种。

对有、无捕食者的两个相似群落进行差异比较,以确定该捕食者是否是此类群落中的关键种,这也是关键种研究中已经采用的一种方法。Wright<sup>[25]</sup>对比了秘鲁 Coshu Cashu 地区(美洲狮、美洲虎尚存)和巴拿马 Barro Colorado 岛(美洲狮、美洲虎消失)长达 725 km 的横断面,根据植物区系组成、群落演替和森林更新的特征,认为大型捕食者并不是美洲热带森林的关键种。

### 3 关键种理论的意义

关键种理论的意义首先在于它从系统调控的水平,揭示了生态系统稳定性和物种多样性的一种维持机制。在本世纪 60 年代以前,关于捕食者作用的研究还多限于从种间关系的角度,探讨捕食者与被捕食者种群消长规律。虽然人们已认识到捕食者的消失往往能引起被捕食者和初级生产者的变化,但仍停留在种群之间的相互作用和影响上。关键种理论的提出,使人们对这种变化的认识上升到了调控机制的高度。换言之,在某些生物群落中,是关键种的调控作用决定着群落结构的稳定、正常演替方向的进行以及种间平衡的维持。这是关键种理论最核心的思想。

关键种理论认为,群落或生态系统中物种之间的相互作用强度(interaction strength)是不同的,可能只有少数几个物种对系统的结构、功能及动态起到决定性作用。从而激发了人们对物种相对重要性的思考 and 关注,并由此展开了一系列拓展研究。

关键种理论具有重要的实践意义,尤其对于保护生物学具有指导作用。70 年代,国际上曾就自然保护区的设计原则展开过 SLOSS(single large or several small)争论。实际上,这种争论的焦点在于确定保护目标时应根据什么样的生态学原理。根据关键种对生境多样性的要求、遗传上的要求以及物种特性来确定保护区面积或许更加科学和合理。

在野生动植物保护中,那些珍贵的、稀有的、濒危的、吸引人的或有重要经济价值的物种,往往受到优先保护。关键种理论的另一重要思想,是强调对生态过程起关键作用或具有特殊功能物种的保护。尽管它们可能不是大型的、显眼的物种,也可能不是旗舰种(flagship species)或优势种,然而在保持生态系统结构

和功能的稳定方面起着至关重要的作用。要想对这样的关键种实施有效的保护,必须仔细研究其所在生态系统内生物与生物之间、生物与非生物之间的作用关系及强度,有时往往通过间接途径才能实现保护目标。70 年代,马来西亚某地的榴莲(热带水果)产量突然下降。在一个偶然的机会,人们发现榴莲只由一种蝙蝠传粉。由于这种蝙蝠栖息的石灰岩山洞受当地一家水泥厂的影响而使蝙蝠种群数量减少。水泥厂关闭后,石灰岩山洞得以保护,该种蝙蝠的数量和榴莲的产量才得以恢复<sup>[22]</sup>。

发展新的理论来评价物种在生态系统中的地位或作用是十分必要的。关键种理论的提出是对自然生态系统运行规律认识深化的标志。它提示人们,不仅要从事物的多度与均匀度现状来评价生物群落,更应注意物种多样性的动态及预测研究。关键种保护是生物多样性保护能否达到愿望的重要环节。

### 4 关键种理论的局限性

#### 4.1 关于关键种理论的普适性

Foster<sup>[5]</sup>认为,Paine 实验中海胆对海星的关键捕食作用是非普适性的。许多不同的因子影响着群落结构,这些因子的相对重要性在短距离和短时间内就会改变。因此应该取消关键种作为通用概念。Menge<sup>[7]</sup>研究海星与贻贝的关系时发现,海星作为海岸潮间带生态系统中的关键种也是有条件的,取决于贻贝的食物供应率,即系统的初级生产力。

由于研究的角度、出发点和依据的标准不同,即使在同一地区也会得出迥异的结论。Dirzo 和 Miranda<sup>[26]</sup>与 Wright<sup>[25]</sup>在各自的研究中分别承认和否定了大型食肉动物作为美洲热带森林关键种的作用。

关键种的研究和发现目前主要集中在海洋和淡水生态系统。于是有人提出质疑<sup>[6]</sup>——“Are trophic cascades all wet?”意为:生物群落中“由上而下的控制作用”只存在于水域中吗?的确,在以藻类为初级生产者的系统中,由于藻类的防御能力很差,所以沿营养级由上而下的控制作用可以容易地实现。而在陆地生态系统中,初级生产者高等植物,其防御能力远高于藻类,受到高营养级的控制作用较小,而且成分多样,处于同一营养级的物种数目较多,形成复杂的食物网。在这种情况下,往往呈现分散的捕食关系。某个物种的缺失不至于引起多样性的锐减和系统的崩溃,也就难以表现出关键种作用。

#### 4.2 关于关键种的确定标准

确定标准是进行关键种研究时必须首先面对的问题

题。Paine<sup>[1]</sup>把关键种定义为“将被捕食者的种群密度保持在资源限制水平以下,阻止被捕食物种因竞争而消失”的捕食者。Menge<sup>[7]</sup>把“群落中独立确定被捕食者结构格局(包括分布、多度、组成、个体大小和多样性)的某个捕食者”称为关键种。Mills 等人<sup>[4]</sup>则认为,关键种应具备两个明显标志:第一,它们的存在对保持其所在生物群落的组成、结构及多样性至关重要;第二,这些种与群落的其它成员紧密相关。

关键种缺乏严格的定义是造成确定标准不统一的主要原因。但无论从改变结构还是生态过程的角度来判定起到关键作用的物种,都应确定一个可被普遍接受的衡量标准,即所起作用达到何种强度者才能称其为关键种。

#### 4.3 关于关键种的研究方法

已有的研究方法,显然不能满足关键种理论深入研究的需要。较为理想的去除法一般要求很长的时间。由于长期实验带来的资金压力和论文出版问题,以及受到可操作性的限制,验证关键种理论困难很大。研究方法是关键种理论进一步发展的一大障碍。新方法及其标准化的探索,是此领域亟待解决的重要问题。

## 5 结 语

关键种理论对过去的某些生态学原理提出了挑战,拓宽了生态学工作者的思路。作为学科生长点,由此可能产生出新的研究方法、研究思想和新的研究领域,成为现代生态学理论体系的组成部分。

学者们从不同角度提出的质疑,成为了一种有益的补充和建议,有利于促进关键种理论的发展。与任何一个成熟理论的发展过程相同,关键种理论在其成长初期,难免存在着诸多不足和难以解释之处。为了阐明物种在生态系统中的作用和贡献,必须通过大量观察和实验手段加以论证。本文若有助于推动我国在这个新领域的研究,将是作者的最大愿望所在。

## 参 考 文 献

- [1] Paine R. T. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*, 1969, **103**(1): 91~93.
- [2] Hixon M. A., W. N. Brostoff. Damselfish as keystone species in reverse intermediate disturbance and diversity of reef algae. *Science*, 1983, **220**: 511~513.
- [3] Soule M. E., D. Simberloff. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserve? *Biological Conservation*, 1986, **35**(1): 19~40.
- [4] Mills L. S. M., M. E. Soule, D. F. Doak. The keystone-species concept in ecology and conservation. *Bio. Science*, 1993, **43**(2): 219~224.
- [5] Foster M. S. Organization of macroalgal assemblages in the Northeast Pacific: the assumption of homogeneity and the illusion of generality. *Hydrobiologia*, 1990, **192**(1): 21~33.
- [6] Strong D. R. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in species ecosystems. *Ecology*, 1992, **73**(3): 747~754.
- [7] Menge B. A. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monograph*, 1994, **64**(3): 249~286.
- [8] Paine R. T. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 1966, **100**(1): 65~75.
- [9] Duggins D. D. Kelp beds and sea otters: an experimental approach. *Ecology*, 1980, **61**(3): 447~453.
- [10] Barkai A., C. McQuaid. Predator-prey role reversal in a marine benthic ecosystem. *Science*, 1988, **242**: 62~64.
- [11] Fauth J. E., W. J. Reseratis. Interactions between the salamander *Siren intermedia* and the keystone predator *Notophthalmus viridescens*. *Ecology*, 1991, **72**(3): 827~838.
- [12] Terborgh J. The big things that run the world? a sequel to E. O. Wilson. *Conservation Biology*, 1988, **2**(2): 402~403.
- [13] Brown J. H., E. J. Heske. Control of a desert grassland transition by a keystone rodent guild. *Science*, 1990, **250**: 1705~1707.
- [14] Johnson S. Plant animal relationships. In: S. Johnson ed. *The Ecology of Fynbos: Diversity, Scarcity and Fire*. Cape Town: Oxford University Press, 1992. 175~205.
- [15] Dafni A. Pollination of *Orchis caspia*—a nectarless plant which deceives the pollinators of nectariferous species from other plant families. *Journal of Ecology*, 1983, **71**(2): 467~474.
- [16] Ross J. Myxomatosis: the natural evolution of the disease. In: M. A. Edwards, J. McDonnell eds. *Animal Disease in Relation to Animal Conservation*. London: Academic Press, 1982. 77~95.
- [17] Rogers D. J., S. E. Randolph. Tsetse flies in Africa: bane or boon? *Conservation Biology*, 1988, **2**(1): 57~65.
- [18] Naiman R. J. Alteration of north American streams by beaver. *Bio. Science*, 1988, **38**(4): 753~761.
- [19] Mueller D., D. Dombois. Community organization and ecosystem theory. *Canadian Journal of Botany*, 1988, **66**(6): 620~625.
- [20] Tanner J. E., T. P. Hughes. Species coexistence, keystone species, and succession: a sensitivity analysis. *Ecology*, 1994, **75**(8): 2204~2219.

- [ 21 ] 黄建辉 韩兴国. 关键种概念在生物多样性保护中的意义与存在问题. 植物学通报( 植物生态学专辑 ), 1995, 12( 4 ): 195~223.
- [ 22 ] 许再富. 生态系统中关键种类型及其管理对策. 云南植物研究, 1995, 17( 4 ) 331~335.
- [ 23 ] Bond W. J. , P. Slingsby. Collapse of an ant-plant mutualism : the Argentine ant , *Iridomyrmex humilis* , and myrmecochorous Proteaceae. *Ecology* , 1984 , 65( 4 ) : 1 031 ~ 1 037.
- [ 24 ] Yeaton , R. I. Procupines , fires and the dynamics of the tree layer of the *Burkea africana* savanna. *Journal of Ecology* , 1988 , 76( 4 ) : 1 017~1 029.
- [ 25 ] Wright , S. J. Are large predators keystone species in neotropical forests ? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos* , 1994 , 71( 2 ) : 279~294.
- [ 26 ] Dirzo , R. , A. Miranda. Contemporary neotropical defaunation and forest structure , function and diversity——a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* , 1990 , 4( 3 ) : 444~447.